Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 215—228	Bonn, Juli 1992

Ein neues Verfahren der Schädeluntersuchung zur Anwendung in der Säugetiersystematik[1])

Paul Leyhausen

Abstract. The use of skulls in mammalian systematics traditionally rests on linear measurements taken between two points defined by sutures, foramina etc. Researchers have also used linear measurements to calculate allometric differences in differently sized species. However, as the skull is a very complex, three-dimensional structure rarely presenting straight ridges or plane surfaces, this procedure cannot but remain unsatisfactory and is apt to lead to conclusions of doubtful validity. I therefore wanted to develop a method that would make it possible to trace three-dimensional allometric changes without undue expenditure of time, apparatus and costs. For this purpose, I photographed each skull in 5 planes: Lateral and frontal planes complete with mandible, lateral plane without mandible, dorsal and ventral plane. From these photographs I digitalized a total of 36 defined points which allow the construction of allometric curves in three planes. The resulting allometric curves provide a measure for the degree of relatedness between species. Examples are given to demonstrate the validity of the method. As a result, *Felis margarita* and *Felis thinobia* are re-established as valid separate species, and the caracal and the puma turn out to be closely related to the Golden cats and are consequently included in the genus *Profelis*.

Einleitung

Als ich vor über 50 Jahren meine vergleichenden Untersuchungen über das Verhalten verschiedener Katzenarten begann, war eines der Ziele, etwas über den stammesgeschichtlichen Werdegang komplexer Verhaltenssysteme zu erfahren. Um Verhaltensbeobachtungen hierfür auszuwerten, müssen die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der untersuchten Tiergruppe bekannt sein. Man braucht also eine gesicherte Systematik. Andererseits hatte die damals noch junge Verhaltensforschung bereits mit Erfolg auch Verhaltensmerkmale zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse verwandter Arten herangezogen (Heinroth 1910, 1930; Lorenz 1941).

Bei den Katzenartigen (Leyhausen 1950, 1963) wollten nun die Verhaltensmerkmale nicht immer zur „herkömmlichen" Katzensystematik passen. Am brauchbarsten erwies sich noch die „Classification of Existing Felidae" von Pocock (1917), am nutzlosesten ist die alle möglicherweise bedeutsamen Unterschiede nivellierende Systematik von Simpson (1945).

[1]) Vortrag gehalten auf der 65. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Hamburg, 23. 9. 1991. — Dem Andenken von Theodor Haltenorth gewidmet.

Da die Säugetiersammlungen der Museen hauptsächlich Felle und Schädel enthalten, beruhte die Systematik der Katzen — wie die der Säugetiere überhaupt — im wesentlichen auf der Untersuchung und Bewertung von Schädelmerkmalen. So begann auch ich meine Überprüfung mit Schädeluntersuchungen.

Seither sind andere Verfahren zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Feliden herangezogen worden (Eiweißelektrophorese, Cytogenetik, molekularbiologische und biochemische Verfahren). Diese sollen im Vergleich zu meinen eigenen Ergebnissen an anderer Stelle ausführlich behandelt werden. Hier genüge die Feststellung: Welchen Merkmalsbereich man auch wählt (Verhalten, Morphologie, Cytogenetik oder Biochemie), jedesmal erhält man eine etwas andere Systematik. Die bei den Feliden vorherrschende Mosaikverteilung der Merkmale läßt es nicht zu, eines dieser Verfahren zum alleinigen Maßstab der Verwandtschaftsbeziehungen zu erheben.

Die Schwäche vieler früherer Untersuchungen zur Katzensystematik liegt darin, daß sie von vornherein nur eine mehr oder weniger willkürlich ausgewählte, als „natürlich" angesehene Artengruppe untersuchten. Hierdurch wurden Beziehungen zu nicht untersuchten Arten oft übersehen und die innerhalb der Gruppe mißdeutet. Es war deshalb notwendig, alle Katzenarten möglichst gleichmäßig in die Untersuchung einzubeziehen.

Material und Methode

Ich untersuchte die Felidenschädel von 24 Museen und Sammlungen. Von einigen Arten (*Felis bieti*, *Oreailurus jacobitus* und *Pardofelis badia*) sind leider nur so wenige Stücke in den Sammlungen vorhanden, daß die „gleichmäßige Untersuchung aller Arten" in quantitativer Hinsicht nur bedingt zu erfüllen war. Auch bei anderen Arten genügt die Anzahl der untersuchten Schädel nicht statistischen Anforderungen, zum Teil deshalb, weil die Methode es nicht erlaubt, stärker beschädigte Schädel einzubeziehen. Es war daher notwendig, neben quantitativen Verfahren vor allem qualitative Kriterien anzuwenden.

Zwischen den kleinsten und den größten Vertretern der Feliden besteht — nach Gewicht — ein Größenverhältnis von rund 1:200. Die Allometrie spielt hier also beim Artenvergleich eine herausragende Rolle.

Jeder Schädel wurde zunächst vermessen. Tab. 1 ist ein Muster des verwendeten Meßschemas. Die Maße sind eine Auswahl der von Haltenorth (1937) definierten und verwendeten. Ihre Numerierung ist die Haltenorthsche. Die Schädeldaten (Art, Unterart, Geschlecht und Museumsnummer) und -maße sind so gespeichert (VAX 9000, Ges. f. wissensch. Datenverarbeitung, Göttingen), daß sie für beliebige rechnerische Auswertung verfügbar sind.

Jeden Schädel fotografierte ich fünfmal: Seitenansicht (1) und Ansicht von vorn (2) je mit Unterkiefer, Seitenansicht ohne Unterkiefer (3), Ansicht von oben (4) und von unten (5) (Abb. 1). Die Schädel wurden dazu genau in der Bildebene der festinstallierten Kamera ausgerichtet. Ein 300 mm Objektiv mit Makroadapter (Kilfit) sorgte für möglichst geringe (vernachlässigenswerte) parallaktische Fehler. Eine mit aufgenommene Millimeterteilung sichert maßgerechte Auswertung. Die Fotos projizierte ich mit Hilfe eines normalen Vergrößerungsgeräts (Leitz Focomat 1) auf ein Grafik-Tablett (Digi-Pad 5) und digitalisierte von jeder Ansicht die Koordinaten einer Anzahl definierter Punkte (Tab. 2, zugleich Legende zu Abb. 1). Für jede Ansicht können die Punkte grafisch dargestellt werden, und zwar sowohl für jeden Schädel einzeln wie gruppenweise getrennt nach Arten, Unterarten, Geschlecht und/oder Alter (Abb. 2). Gemittelt ergeben dies Punktescharen Geraden, welche die Lage der betreffenden Punkte je nach Schädelgröße, bezogen auf den Kreuzungspunkt der Koordinaten, angeben. Für jede Ansicht stellen sie so das allometrische Wachstum dar („Allometrielinien", Abb. 3); die über die Geraden gezeichneten Winkel geben die maximale Winkelabweichung an (3 Sigma).

Tabelle 1: Meßbogen mit den verwendeten Meßstrecken.

Art: Geschlecht: Alter:

Museum: Samml.Nr.:

Fundort:

Sammler:

Meßstrecke		Meßstrecke	
0 Basallänge		42 Ramushöhe	
1 Maxillare Alveolarlänge		43 U-Kiefer Breite	
2 Maxillare Gesichtslänge		44 U-Kiefer Länge	
3 Intermaxillare Gesichtslänge		45 Prosthion-Rhinion	
4 Intermaxillare Alveolarlänge		68 Canin.Praemol. Abstand	
6 Nasalialänge		70 Sphenoidbreite	
7 Frontal A		71 Interorbitalbreite	
8 Frontal B		72 Intertemporalbreite	
13 Occipitalhöhe		73 Caninenabstand	
14 Basi-occ.länge		75 Spitzenabstand	
15 Basi-occ.breite		76 Palatalbreite	
16 For.magn. Breite		77 Mastoidbreite	
17 For.magn. Höhe		78 Jochbogenbreite	
21 Proc. postorb. Höhe		81 Nasalbreite	
22 Jochbogenhöhe		82 Nasalhöhe	
23 Malare Höhe		83 Orbitalbreite	
24 Malare kl. Länge		84 Orbitalhöhe	
25 Malare gr. Länge		86 größte Länge	
38 U-Kiefer Höhe		87 Hirnschädelbreite	
		S-B	
		Hirnlänge	
		N-O	

Bemerkungen:

Auswertungsbeispiele

Haltenorth (1953) betrachtete die Sandwüstenkatzen von Nordafrika-Arabien und Transkaspien, *Felis margarita* Loche, 1858, und *Felis thinobia* Ognev, 1927, als zwei gute Arten, die konvergent aus falbkatzenähnlichen Vorfahren hervorgegangen seien. Heptner (1938; mit Dementiev 1937; mit Sludskij 1980) verglich die Schädel und hielt beide Formen nur für Unterarten, wobei ihm allerdings nur ein Exemplar von *F. margarita* zur Verfügung stand. Wer jedoch wie ich genügend Vertreter beider Formen

lebend gesehen hatte, mußte wohl immer der Ansicht Haltenorths zuneigen. Abb. 4 zeigt nun, daß die Allometrielinien beider Formen voneinander abweichen, und zwar auf einer Ansicht stets im gleichen Sinne. Besonders deutlich tritt dies bei den Ansichten von vorn und von oben hervor, welche die gegenüber der Falbkatze eingetretene Schädelverbreiterung darstellen, welche für die Wüstenformen, auch für *F. nigri-*

Tabelle 2: Definition der digitalisierten Punkte (s. Abb. 1 u. 2).

Punkt	Ansicht
	Seitenansicht mit Unterkiefer (1)
1	Prosthion
2	Nasion
3	Stärkste Wölbung über oder hinter Proc. postorbitalis
4	Äußerster Punkt des Occiput
5	Hinterrand des Condylus
6	Spitze des Ramus
7	Äußerster Punkt des Unterkieferastes
8	Tiefste Wölbung des Unterkieferastes
9	„Kinnpunkt"
	Ansicht von vorn (2)
10	Äußerste Spreizung des Unterkieferastes
11	Größte Breite des Jochbogens
12	Oberer Rand des Foramen infraorbitale
13	Stärkste Krümmung des Proc. postorbitalis
14	Scheitelpunkt
15	Größte Breite der Nasenöffnung
	Seitenansicht ohne Unterkiefer (3)
16	Prosthion
17	Nasion
18	Stärkste Wölbung im Bereich des Nasenbeins
19	wie Punkt 3
20	Stärkste Krümmung im Bereich Parietale — Occipitale
21	Tiefster Punkt der Bulla
22	Höchster Punkt der Orbita
23	Vorderster Punkt des Jochbogens (Malare)
	Ansicht von oben (4)
24	Caninenbreite
25	Vorderster Punkt des Malare
26	Einbuchtung des Jochbogens über Proc. postorbitalis
27	Größte Jochbogenbreite (Außenmaß)
28	Ansatz des Hirnschädels am Jochbogen
29	Postorbital-Enge
30	Orbitalbreite
31	Einbuchtung des Nasale
	Ansicht von unten (5)
32	Prosthion
33	Palatalbreite (Reißzahn — X-Achse)
34	Größte Jochbogenbreite (Innenmaß)
35	Mastoidbreite
36	Hinterrand des Foramen ovale

pes, so kennzeichnend ist. Das bedeutet aber, daß die Schädelverbreiterung bei den beiden Formen einem je anderen allometrischen Gesetz folgt.

Nun können allerdings ähnliche und sogar größere Abweichungen der Allometrielinien voneinander auch bei geographisch weit getrennten Unterarten der gleichen Art vorkommen. Nur verlaufen diese Abweichungen dann innerhalb einer Ansicht

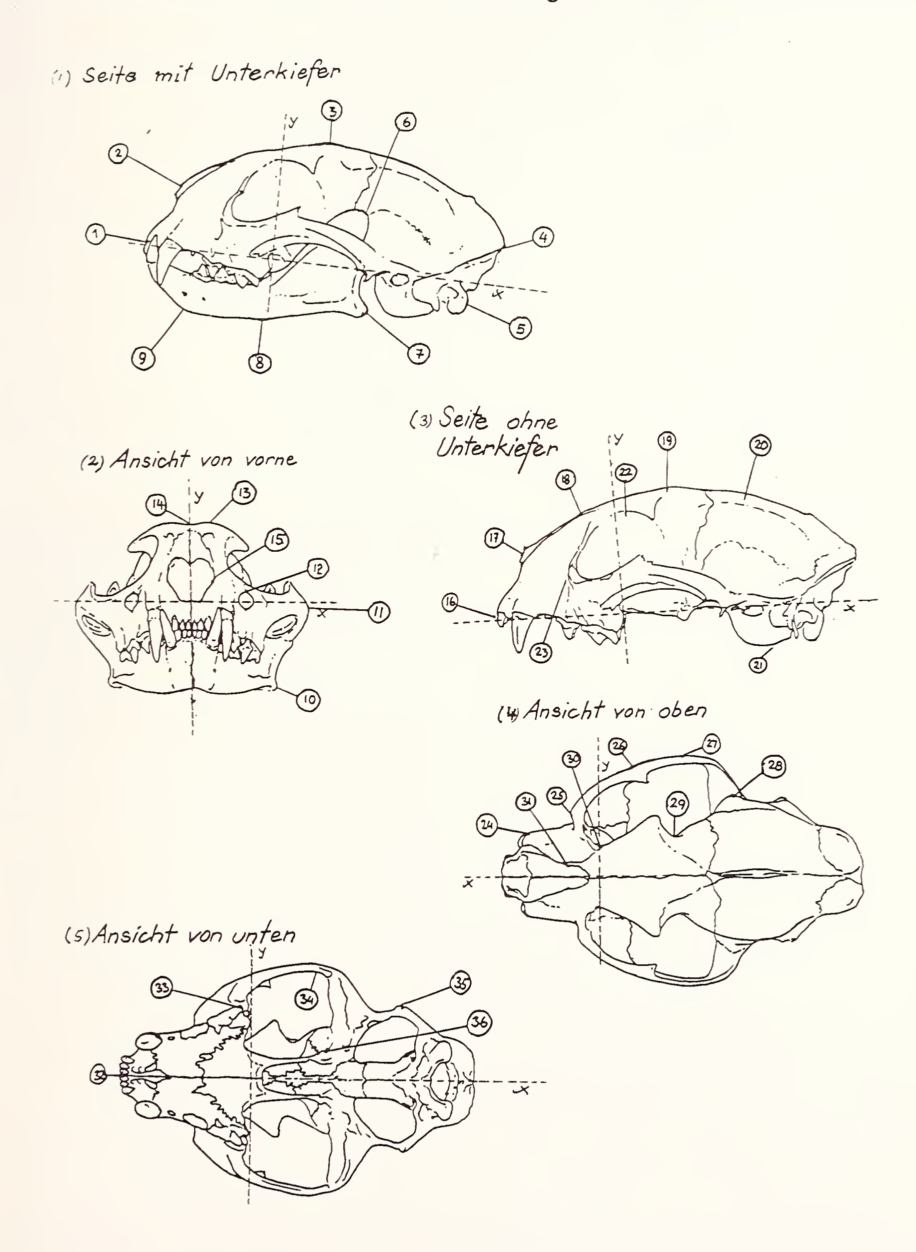


Abb. 1: Ebenen der Schädelfotografien und digitalisierte Punkte (s. Tab. 2).

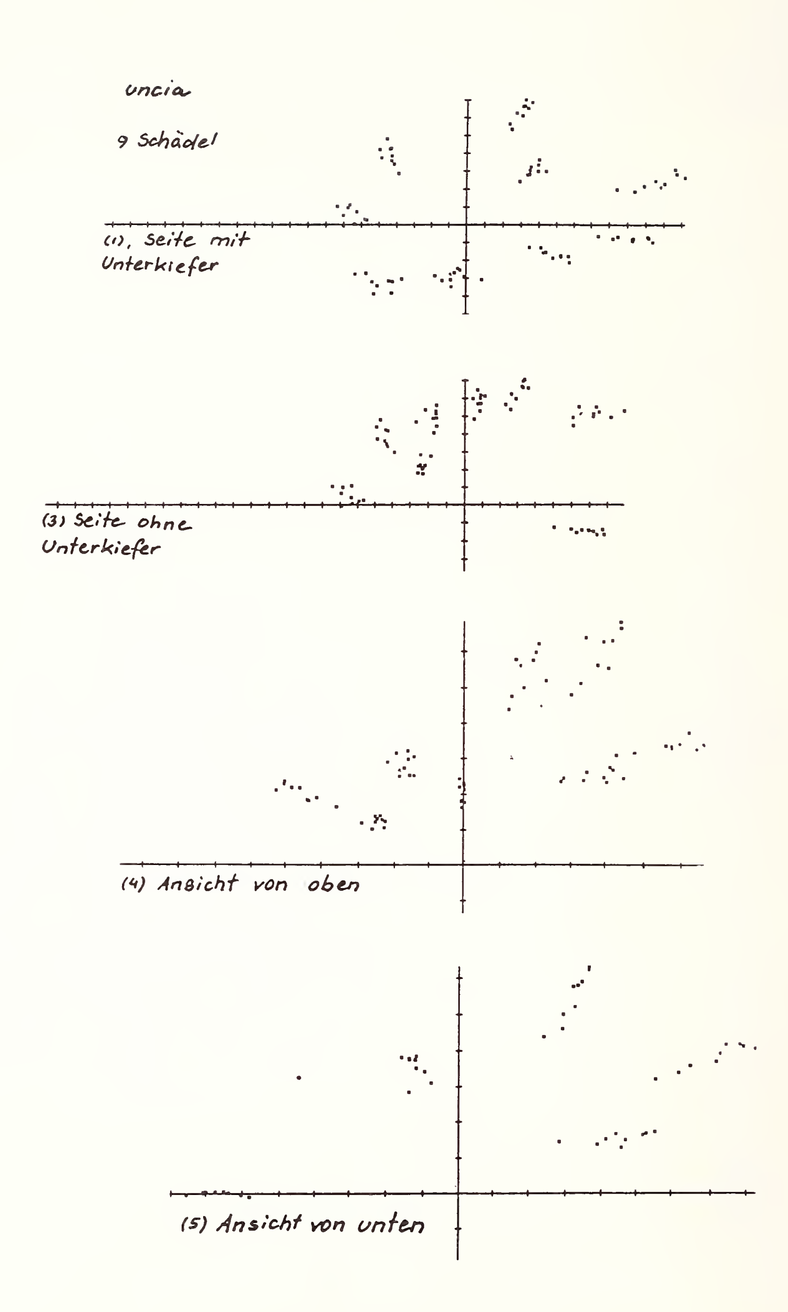


Abb. 2: Punktescharen der Seitenansichten mit und ohne Unterkiefer; *Uncia uncia*, adulte, n = 14. Weitere Erläuterungen s. Text.

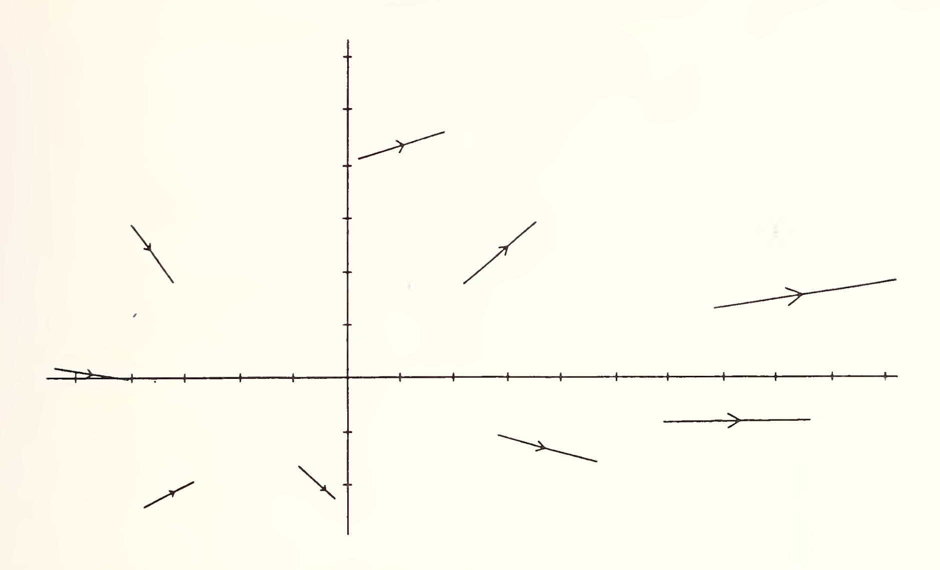


Abb. 3: Allometrielinien; *Profelis aurata*, adulte, n = 12. Weitere Erklärung s. Text.

nicht gleichsinnig wie im eben dargestellten Beispiel, sondern teilweise geradezu wirr durcheinander wie im Vergleich dreier Unterarten von *F. chaus* (Abb. 5).

Abb. 6 zeigt, daß auch bei herkömmlicher Auswertung von Meßdaten signifikante Unterschiede zwischen *thinobia* und *margarita* festzustellen sind: im Verhältnis der Maße 14 und 24 (Abb. 6 oben) wie auch bei den Allometriegeraden der Verhältnisse von Hirnlänge zur Schädelbasislänge (Abb. 6 Mitte) und der Schädelbasislänge zur Jochbogenbreite (Abb. 6 unten). Das gilt noch für eine Reihe anderer solcher Verhältnisse, die hier aus Platzgründen nicht darzustellen sind. All dies spricht für mehr als nur unterartliche Verschiedenheit. *Felis margarita* Loche und *Felis thinobia* Ognev sind zweifellos gute, unabhängig voneinander entstandene Arten.

Auch zur Prüfung der Verwandtschaft zwischen Arten sehr unterschiedlicher Körpergröße erweist sich das neue Verfahren als brauchbar. Abb. 7a und b zeigen Allometrielinien und Punktescharen für die Schädel zweier Arten, die bisher kaum jemand in nähere Beziehung zueinander setzte, Puma und Karakal. Die Allometrielinien gehen entweder direkt ineinander über, oder sie verlaufen, bedingt durch den Größenunterschied, vollkommen parallel. In einigen Fällen, wie etwa bei Punkt 10 (s. Abb. 1), weichen die Linien zwar um kleine Winkelbeträge voneinander ab, doch ist die gerade Linie ja eine Vereinfachung. Eigentlich handelt es sich um Kurven, die — wie ein Blick auf die zugehörigen Punktescharen lehrt — bruchlos ineinander übergehen würden. Der Karakalschädel würde bei einer entsprechenden Größenzunahme der Art eine dem Pumaschädel zum Verwechseln ähnliche Form annehmen. Mit kleinen Abweichungen, die hier noch nicht zu erörtern sind, trifft dies auch auf die Goldkatzenschädel zu. Auch der Vergleich der logarithmisch aufgetragenen Maße der drei Arten Afrikanische Goldkatze, Karakal und Puma zeigt, bis auf die Maße 14 und 24 bei Goldkatze und Karakal, keine signifikanten Unterschiede (Abb. 8).

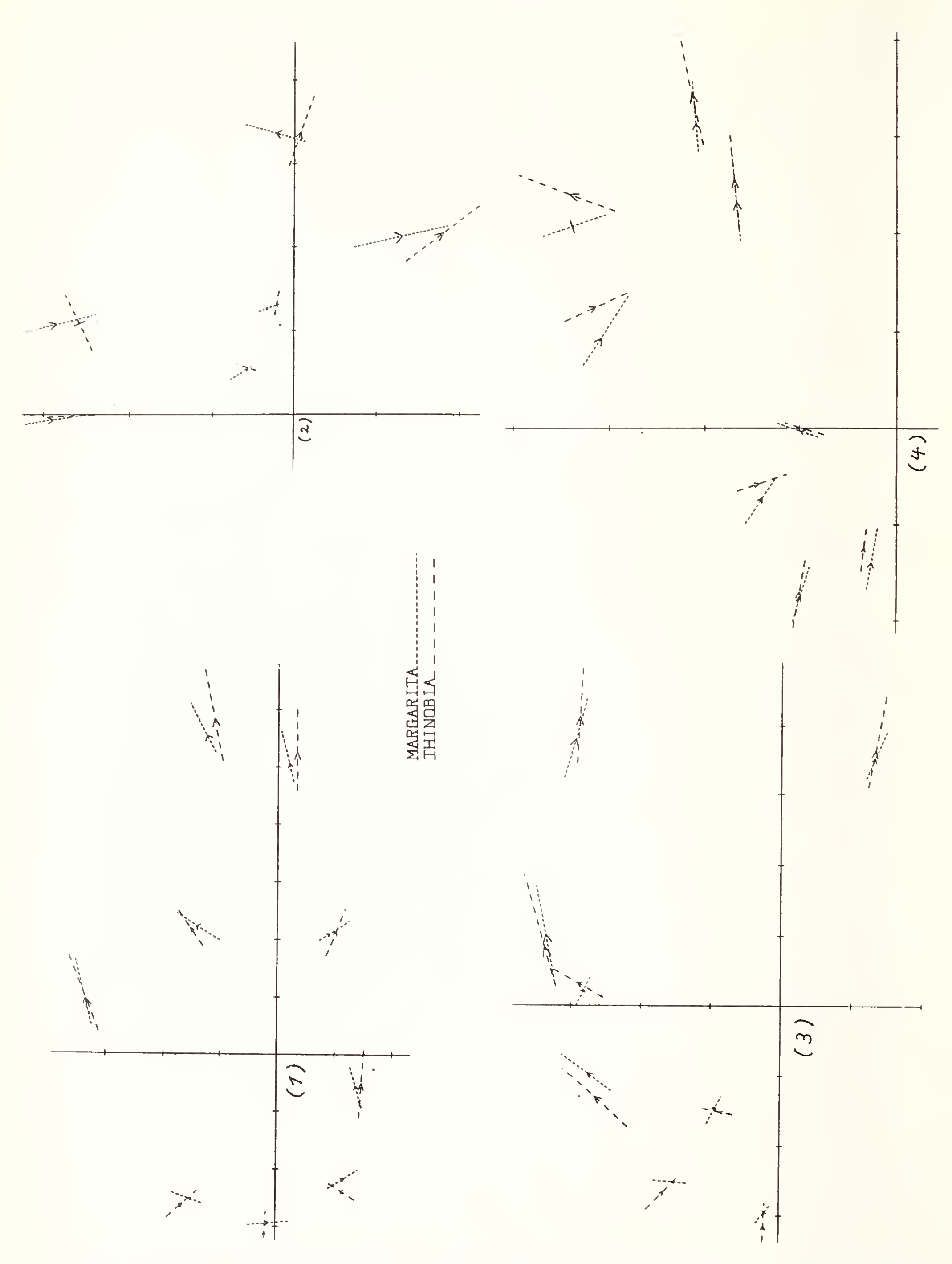


Abb. 4: Vergleich von *Felis margarita* (m; n = 13) und *F. thinobia* (th; n = 25), Ansichten 1, 2, 3 und 4. Weitere Angaben s. Text.

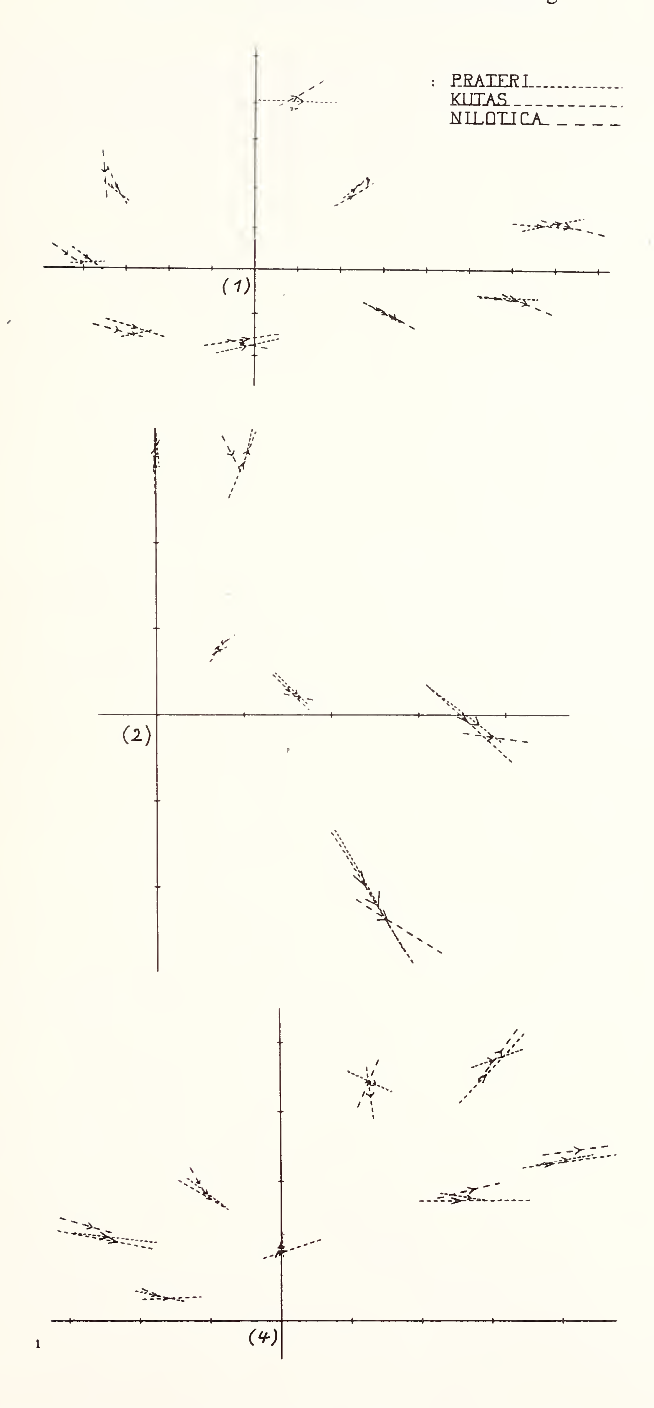


Abb. 5: Vergleich dreier, geographisch getrennter Unterarten von *Felis chaus*: *prateri*, *kutas* und *nilotica*, Ansichten 1, 2 und 4. Näheres s. Text.

Dies alles bestätigt eindeutig meine seit langem vorgetragene, vor allem auf Übereinstimmungen in der Lautgebung gestützte Auffassung (Leyhausen 1973, 1988), daß Karakal wie Puma in die nächste Verwandtschaft der Goldkatzen gehören und wie diese den Gattungsnamen *Profelis* tragen sollten.

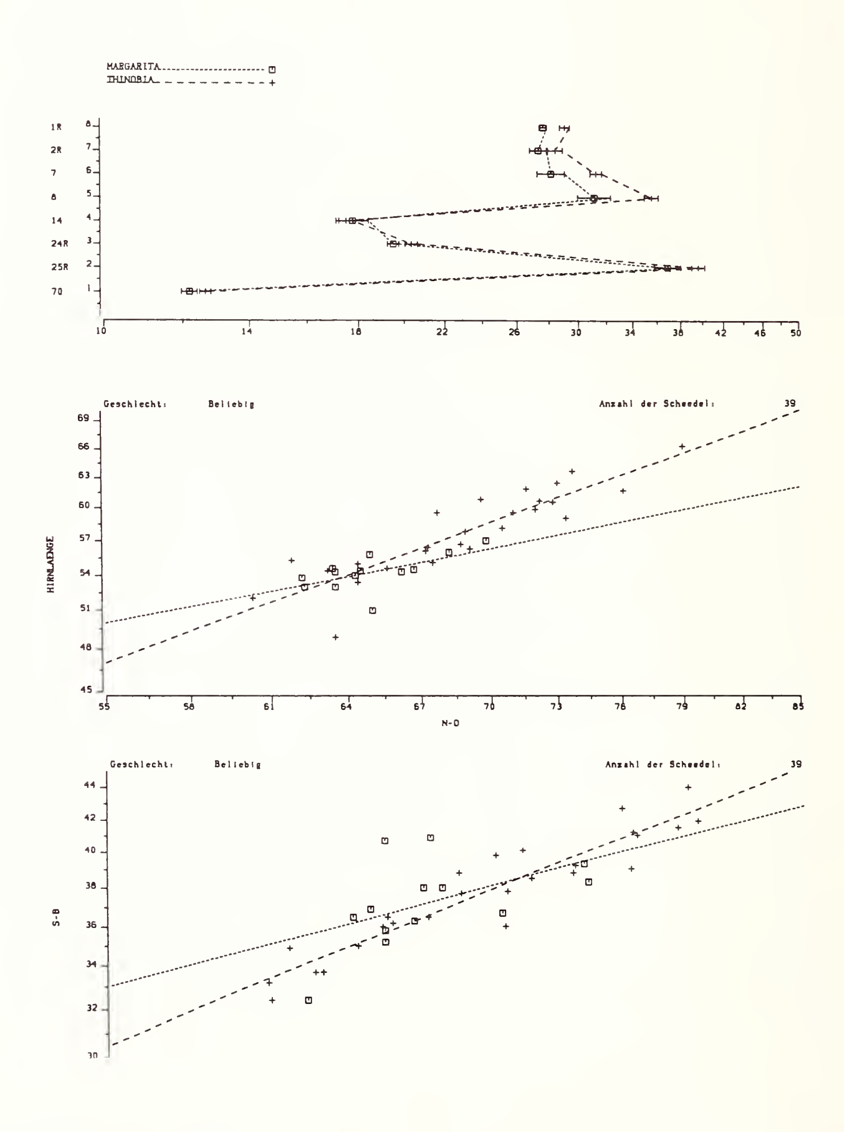


Abb. 6: Erklärung s. Text.

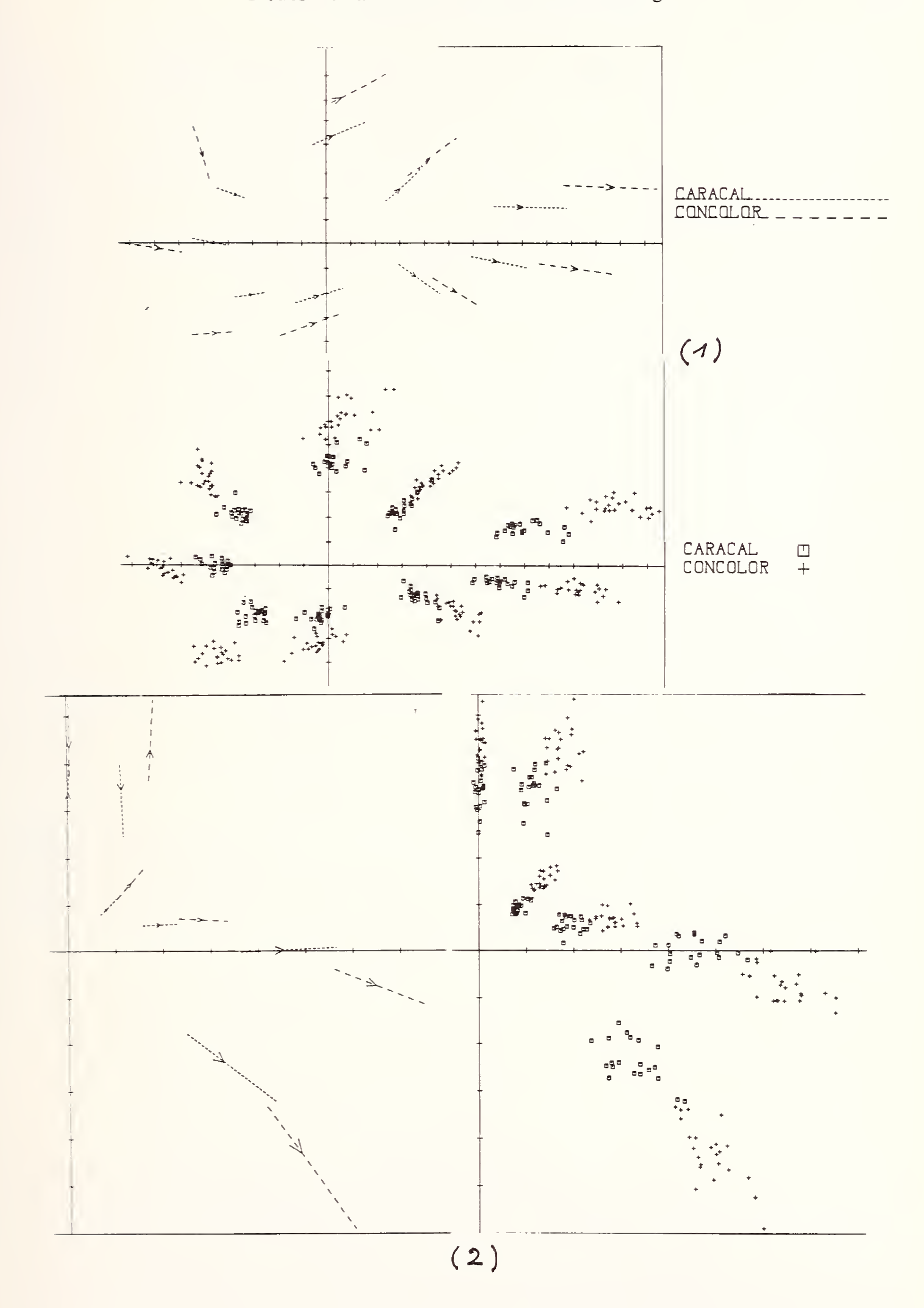
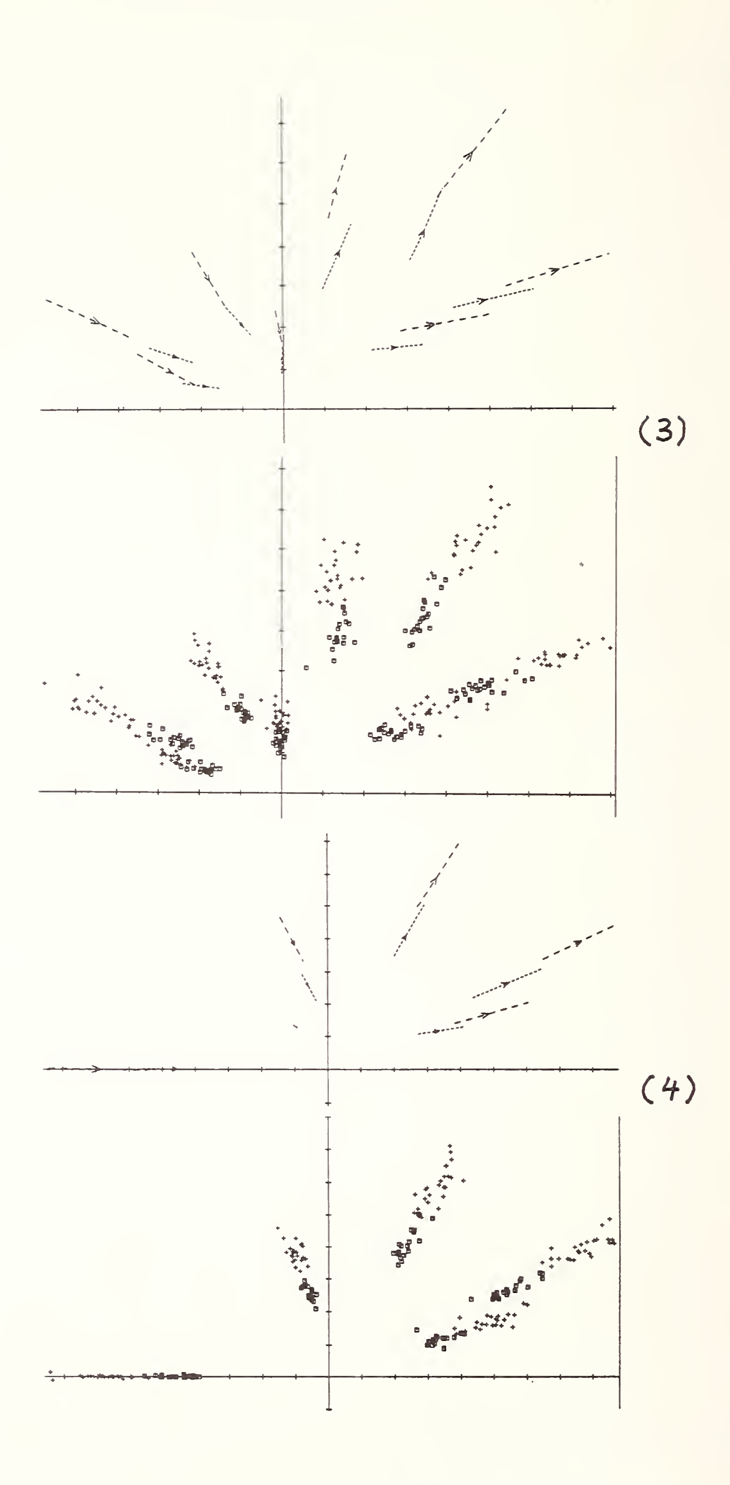


Abb. 7: Vergleich von *Profelis caracal* (n = 20) und *Profelis concolor* (n = 24); Ansichten 1, 2, 4 und 5, oben jeweils die Allometrielinien, darunter die Punktescharen, aus denen sie abgeleitet sind.


(3)
(4)

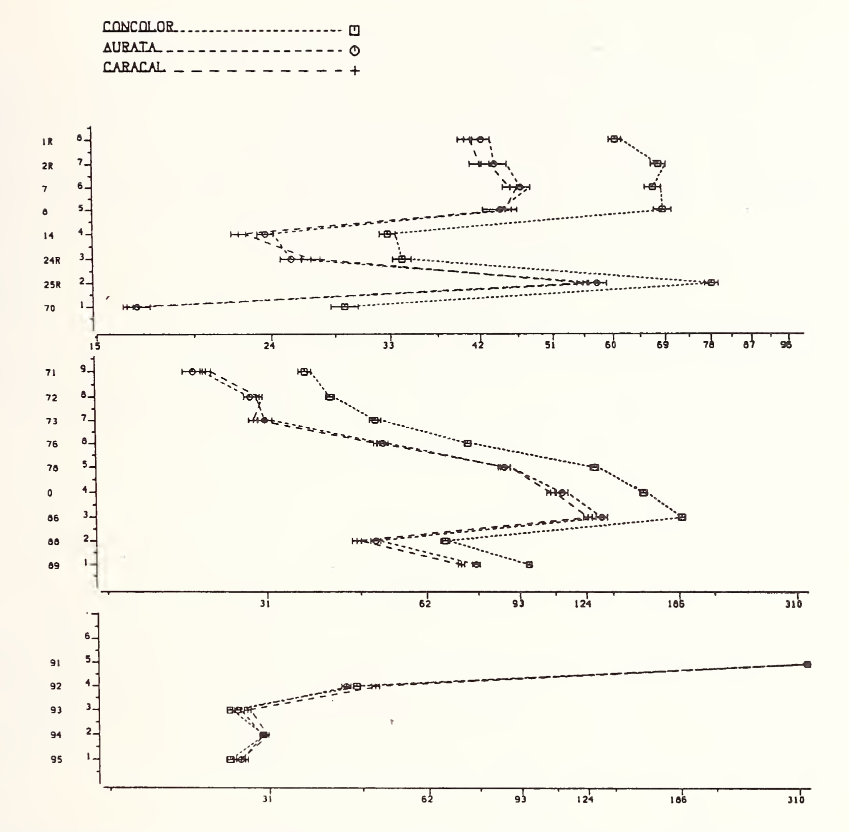


Abb. 8: Vergleich von *Profelis aurata* (n = 31), *P. caracal* (n = 20) und *P. concolor* (n = 24). Verfahren nach Simpson (1941). Die einzelnen Maße werden in gleichem Abstand untereinander aufgetragen; die logarithmische Teilung der Abszisse gleicht den Einfluß der Größenunterschiede auf die Form der entstehenden Kurven aus.

Danksagungen

Mein Dank gilt den Mitarbeitern der Säugetierabteilungen all der Museen, deren Sammlungen ich benutzen durfte. Sie alle einzeln aufzuführen, ist hier nicht möglich. Besonders danken möchte ich Dr. John Harding, langjähriger Keeper of Zoology des Natural History Museums in London, und seiner Gattin, Dr. Sidney Manton(†), für Förderung und Gastfreundschaft während vieler Jahre, Prof. Dr. O. D. Creutzfeldt, Direktor der Abteilung Neurobiologie des Max-Planck-Instituts für biophysikalische Chemie in Göttingen, für die Computerbenutzung, Prof. Dr. J. Pfleiderer und Dr. Mircea Pfleiderer, Astronomisches Institut der Universität Innsbruck, für die Hilfe bei der Verbesserung der Computerprogramme und der Fehlerkorrektur und nicht zuletzt meiner Frau, Barbara Tonkin-Leyhausen, für ihre Hilfe bei der Dateneingabe und der Abfassung des Manuskripts.

Zusammenfassung

Bisherige Verfahren, Säugetierschädel für die Systematik der einzelnen Taxa nutzbar zu machen, beruhen auf linearen Messungen zwischen definierten Punkten. Auch die allometrischen Verhältnisse verschieden großer Schädel versuchte man mit Hilfe solcher Maße zu erfassen. Da der Schädel ein sehr komplexes räumliches Gebilde ist, das nur selten einmal einigermaßen gerade Kanten oder gar ebene Flächen aufweist, muß ein solches Verfahren unbefriedigend bleiben und kann zu Fehlschlüssen führen. Ich wollte deshalb ein Verfahren entwickeln, das es bei vertretbarem Aufwand erlaubt, die räumlichen Richtungen allometrischer Veränderungen zu erkennen. Die mehr oder weniger gute Übereinstimmung der Allometrielinien ergibt dann ein Maß für den Grad der Verwandtschaft der verglichenen Arten. Zu diesem Zweck fotografierte ich jeden Schädel in 5 Ansichten: Seitenansicht und Ansicht von vorn mit Unterkiefer, Seitenansicht ohne Unterkiefer, Ansicht von oben und von unten. Von den 5 Fotos jeden Schädels digitalisierte ich insgesamt 36 definierte Punkte. Damit lassen sich Allometriekurven in 3 Raumebenen darstellen. Die Brauchbarkeit des Verfahrens für die Systematik belegen einige Beispiele. Im Ergebnis stellen sich *Felis margarita* und *Felis thinobia* als gute, deutlich getrennte Arten dar; Karakal und Puma erweisen sich als nahe Goldkatzen-Verwandte und werden mit diesen in die Gattung *Profelis* eingeordnet.

Schriftenverzeichnis

Haltenorth, Th. (1937): Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander II. — Z. Säugetierkde. 12: 97—240.

Haltenorth, Th. (1953): Die Wildkatzen der Alten Welt. — Geest & Portig Verl., Leipzig.

Heinroth, O. (1910): Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden. — Verh. 5. Int. Ornithol.-Kongr. Berlin: 589—702.

Heinroth, O. (1930): Über bestimmte Bewegungsweisen der Wirbeltiere. — Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin.

Heptner, V. G. (1938): Origine de la faune désertique du Turkestan et ses particularités zoogéographiques. — Bull. Soc. Naturalistes Moscou, Section Biologique, N. S. 47: 1—72.

Heptner, V. G. & G. Dementiev (1937): Sur les relations mutuelles et la position systématique des Chats désertiques *Eremaelurus thinobius* Ognev et *Felis margarita* Loche. — Mammalia 1: 227—242.

Heptner, V. G. & A. A. Sludskij (1980): Die Säugetiere der Sowjetunion III: Raubtiere (Feloidea). — Gustav Fischer Verlag, Jena.

Leyhausen, P. (1950): Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden, mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. — Z. Tierpsychol. 7: 46—83.

Leyhausen, P. (1963): Über südamerikanische Pardelkatzen. — Z. Tierpsychol. 20: 627—640.

Leyhausen, P. (1973): Verhaltensstudien an Katzen. 3. Aufl. — Paul Parey Verl., Berlin und Hamburg.

Leyhausen, P. (1988): Katzen. — In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere, Band 3: 580—636, Band 4: 1—49.

Lorenz, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. — J. Ornithol. 89: Suppl. 3 (Festschrift O. Heinroth).

Pocock, J. R. (1917): The classification of existing Felidae. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 20: 329—352.

Simpson, G. (1941): Large pleistocene felines of North America. — Am. Mus. Novit. No. 1136.

Simpson, G. (1945): The principles of classification, and a classification of mammals. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. N. Y. 85: 1—114.

Prof. Dr. Paul Leyhausen, Auf'm Driesch 22, D-W-5227 Windeck.

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: 43

Autor(en)/Author(s): Leyhausen Paul

Artikel/Article: Ein neues Verfahren der Schädeluntersuchung zur Anwendung in der Säugetiersystematik 215-228